

Федеральное государственное автономное  
образовательное учреждение  
высшего образования  
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт фундаментальной биологии и биотехнологии  
институт  
Водных и наземных экосистем  
кафедра

УТВЕРЖДАЮ  
Заведующий кафедрой  
\_\_\_\_\_  
подпись      инициалы, фамилия  
«\_\_\_\_\_» \_\_\_\_\_ 2017 г.

**БАКАЛАВРСКАЯ РАБОТА**

06.03.01 - биология  
код – наименование направления  
06.03.01.10 - биоэкология  
код – профиль подготовки

«Хромосомные числа у некоторых видов растений семейства Cupressaceae,  
Pinaceae в естественных условиях»  
тема

Руководитель	_____	<u>с.н.с., д. б.н.</u>	<u>Т.С. Седельникова</u>
	подпись, дата	должность, ученая степень	инициалы, фамилия
Выпускник	_____		<u>А.О. Селянина</u>
	подпись, дата		инициалы, фамилия

Красноярск 2017

## **Содержание**

<b>Введение.....</b>	<b>3</b>
<b>Глава 1. Обзор литературы. Изменчивость хромосомных чисел и хромосомные перестройки как факторы микроэволюции и адаптации хвойных.....</b>	<b>6</b>
<b>1.1. Числа хромосом хвойных.....</b>	<b>6</b>
<b>1.2. Хромосомные перестройки у хвойных.....</b>	<b>13</b>
<b>Глава 2. Объекты и методы исследования.....</b>	<b>17</b>
<b>2.1. Объекты исследования.....</b>	<b>17</b>
<b>2.2. Методика определения качества семян.....</b>	<b>29</b>
<b>2.3 Методика исследования чисел хромосом хвойных.....</b>	<b>29</b>
<b>Глава 3. Результаты исследования и их обсуждение.....</b>	<b>31</b>
<b>3.1. Масса семян и их посевные качества.....</b>	<b>31</b>
<b>3.2. Числа хромосом.....</b>	<b>34</b>
<b>3.2.1. Хромосомные числа хвойных, произрастающих в условиях интродукции.....</b>	<b>34</b>
<b>3.2.2. Хромосомные числа хвойных в естественных условиях произрастания.....</b>	<b>36</b>
<b>3.2.3. Встречаемость нарушений числа хромосом хвойных в условиях интродукции и в естественных местопроизрастаниях.....</b>	<b>40</b>
<b>3.2.4 Хромосомные перестройки у хвойных, произрастающих в условиях интродукции и в естественных местообитаниях.....</b>	<b>42</b>
<b>Заключение.....</b>	<b>46</b>
<b>Список использованных источников.....</b>	<b>48</b>

## Введение

Хромосомные числа содержат информацию о происхождении видов, отражают особенности их эволюции и адаптации. Выявление кариологических рас (различного уровня ploидности – полиплоидия, либо неполных хромосомных наборов – анеуплоидия) может свидетельствовать об относительном возрасте таксона, индцировать происходящие внутри вида генетические изменения, хромосомную нестабильность (Чепинога, 2014). Кариологические исследования позволяют выявлять центры происхождения, пути миграции, прогнозировать реакцию видов при изменениях среды (Пробатова, 2003). Исследование хромосомных чисел хвойных важно для понимания явлений их видообразования, гибридизации и адаптации, а также для решения вопросов таксономии, селекции, разработке мероприятий по интродукции.

**Цель работы:** исследование чисел хромосом и хромосомных перестроек в семенном потомстве некоторых видов семейств Cupressaceae и Pinaceae в естественных (оптимальных и экстремальных) условиях их произрастания и при интродукции.

### Основные задачи исследования:

1. Провести анализ данных мировой литературы о состоянии изученности вопроса изменчивости чисел хромосом и хромосомных перестроек у хвойных в различных условиях произрастания.

2. В процессе исследования чисел хромосом определить массу 1000 шт. семян, их всхожесть и энергию прорастания у анализируемых видов хвойных семейств Cupressaceae и Pinaceae: *Cupressus sempervirens*, *Thuja occidentalis*, *Thuja orientalis*, *Sequoiadendron giganteum*, *Pinus brutia*, *Pinus jeffreyi*, *Pinus pinaster*, *Pinus pityusa*, *Pinus sylvestris*, *Larix sibirica*.

3. Исследовать числа хромосом в семенном потомстве *Cupressus sempervirens*, *Thuja orientalis*, *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris* в условиях интродукции, *Sequoiadendron giganteum*, *Pinus jeffreyi* – в естественных

оптимальных условиях, *Larix sibirica* (включая внутривидовые формы) – в естественных экстремальных условиях .

4. Проанализировать спектр и частоту встречаемости хромосомных перестроек в метафазных клетках *Cupressus sempervirens*, *Thuja orientalis*, *Sequoiadendron giganteum*, *Pinus jeffreyi*, *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris*, *Larix sibirica*.

#### **Научная новизна.**

Обобщены материалы мировой литературы по изменчивости числа хромосом хвойных как фактора их микроэволюции и адаптации к условиям окружающей среды.

Установлены числа хромосом для *Cupressus sempervirens*, *Thuja orientalis*, *Sequoiadendron giganteum*, *Pinus jeffreyi*, *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris*, *Larix sibirica* в естественных оптимальных, естественных экстремальных местопроизрастаниях и в условиях интродукции. У *Pinus sylvestris*, *Pinus pinaster*, *Pinus jeffreyi*, *Sequoiadendron giganteum*, *Larix sibirica* обнаружена миксоплоидия. У *Sequoiadendron giganteum* и *Pinus jeffreyi* миксоплоидия выявлена впервые для данных видов. У *Larix sibirica* найдены добавочные хромосомы.

**Практическая значимость.** Полученные данные по изменчивости чисел хромосом хвойных могут служить основой для разработки критериев улучшения селекционных подходов к выращиванию устойчивых и продуктивных насаждений в соответствии с конкретными экологическими условиями.

**Апробация.** Результаты проведенного исследования опубликованы в 3 статьях (Седельникова, 2016; Седельникова, Селянина, 2017; Селянина, 2017), 1 работа находится в печати. Материалы дипломного исследования представлялись на VI Международной научной конференции «Селекційно-генетична наука і освіта Парієві читання» (Уманский национальный университет садоводства), Национальный дендрологический парк «Софиевка» НАНУ, 15-17 марта 2017 г., г. Умань, Украина), и докладывались на

конференции ИЛ СО РАН в рамках конкурса-конференции Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук» для молодых ученых, аспирантов и студентов (Институт леса им. В.Н. Сукачева ФИЦ КНЦ СО РАН, 5 апреля 2017 г., Красноярск). Также получена почетная грамота за успешное участие на XX Международной научной конференции «Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений» («Сибирский государственный аэрокосмический университет имени М.Ф. Решетнева», 11-12 апреля 2017 г., г. Красноярск, Россия).

Дипломная работа выполнялась на базе лаборатории лесной генетики и селекции Института леса им. В.Н. Сукачева ФИЦ КНЦ СО РАН. Автор выражает признательность руководителям дипломной работы д.б.н. Т.С. Седельниковой и к.б.н. И.П. Филипповой за помощь, оказываемую в проведении данной работы и ценные советы, д.б.н. А.В. Пименову и М.В. Барковой – за предоставление материала для исследований.

# Глава 1. Обзор литературы. Изменчивость хромосомных чисел и хромосомные перестройки как факторы микроэволюции и адаптации хвойных

## 1.1 Числа хромосом хвойных

Отдел хвойные (Pinophyta) является самым многочисленным из современных голосеменных и включает более 600 видов из 68 родов 8 разных семейств (Farjon A., 1998). Хвойные занимают обширные географические ареалы и охватывают широкие диапазоны условий произрастания, играя важную роль в структурной организации биосферы. В распространении современных хвойных наблюдается определенная закономерность: представители порядков *Pinales*, *Taxales* и большая часть *Cupressales* произрастают в лесах умеренной зоны северного полушария, тогда как виды *Araucariales*, *Podocarpaceae* и частично *Cupressales* встречаются в южном полушарии (Козубов, Муратова, 1986). Фоссильные остатки свидетельствуют о том, что хвойные возникли от предковых голосеменных в каменноугольном периоде примерно 325 млн. лет назад (Miller, 1977).

Хвойные в основном развивались на диплоидном уровне. Большинство родов в семействе Сосновые (Pinaceae Spreng. ex F. Rudolphi), например, Ель (*Picea* A. Dietr.), Лиственница (*Larix* Mill.), Сосна (*Pinus* L.), Пихта (*Abies* Mill.) – диплоиды, содержащие 24 хромосомы ( $2n = 2x = 24$ ). Исключение составляет псевдотсуга Мензиса (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco), которая является диплоидом, но с числом хромосом  $2n = 26$ , что подтверждает возможное происхождение данного вида от другого представителя Pinaceae, имеющего 24 хромосомы, в результате центромерного деления мелкой хромосомы (Ahuja, 2005). Роды Туя (*Thuja* L.), Кипарис (*Cupressus* L.), Кипарисовик (*Chamaecyparis* Spach) и другие в семействе Кипарисовые (Cupressaceae Bartl.) также представляют собой диплоиды, включающие 22 хромосомы ( $2n = 2x = 22$ ). Малое базовое число хромосом в гаплоидном геноме хвойных растений ( $x = 9, 10, 11, 12$ ), по мнению А.И. Щаповой (2013), может быть связано с

особенностями их жизненного цикла, характеризующегося чередованием гапло-диплоидных поколений со спорической редукцией диплоидных клеток и доминированием спорофита, с преимущественно гермафродитным определением пола.

Полиплоидия у хвойных встречается относительно редко. Только 5% голосеменных и примерно 1.5% хвойных являются полиплоидными или имеют полиплоидные расы, хотя с учетом спорадических полиплоидов эта цифра возрастает в два раза (Khoshoo, 1959; Ahuja, 2005). Стеббинс (Stebbins, 1971) считает, что успешность образования полиплоидов во многом зависит от таких факторов, как самоопыление и вегетативное размножение. Преимущественно перекрестное опыление у хвойных существенно усложняет процесс формирования полиплоидов (Ahuja, 2005).

Естественные полиплоиды у хвойных встречаются только в семействе Cupressaceae. Это можжевельник китайский (*Juniperus chinensis* L. 'Pfitzeriana') из рода Можжевельник (*Juniperus* L.), являющийся аллотетраплоидом ( $2n = 4x = 44$ ), а также редкий эндемичный вид, произрастающий в заболоченных и горных лесах Южной Америки – фицройя кипарисовидная (*Fitzroya cupressoides* (Mol.) Johnst.) из монотипного рода Фицройя (*Fitzroya* Hook. fil), представляющая собой автотетраплоид ( $2n = 4x = 44$ ). Единственным природным гексаплоидом ( $2n = 6x = 66$ ) среди хвойных является представитель монотипного рода Секвойя (*Sequoia* Endl.) семейства Таксодиевые (Taxodiaceae Warm., в настоящее время включенного в семейство Cupressaceae) – секвойя вечнозеленая (*Sequoia sempervirens* (Lamb.) Endl.), высота которой может достигать 110 м, а возраст – 2000 лет (Ahuja, 2005). По данным Хизуме с соавторами (Hizume et al., 2001), количество ДНК в ядерном гексаплоидном геноме секвойи вечнозеленой составляет около 63000 Mb. Размер гаплоидного (1C) генома секвойи составляет  $63000:6 = 10500$  Mb, в то время как остальные представители Taxodiaceae являются диплоидами ( $2n = 22$ ), а размер их генома (1C) составляет 10000 Mb (Ahuja, 2005).

Ауя и Нил (Ahuja, Neale, 2005), в общем, допускают, что полиплоидия, обычно сопровождающаяся увеличением размера генома, может являться одним из факторов эволюции хвойных. В частности, рассматривая происхождение видов рода *Pinus*, ими выдвинута гипотеза о том, что сосны, возможно, являются древними полиплоидами, возникшими в результате реализации следующих сценариев: 1) гибридизации между некоторыми предковыми видами, близкородственными соснам, такими как *Pseudoaraukaria* и *Pityostrobus* (размер генома которых оценивается в 10000 Mb), или другими древними хвойными, с последующим одним циклом полиплоидизации и, затем, диплоидизацией; 2) одним циклом автополиплоидизации в предполагаемом сосновом предке с последующей диплоидизацией; 3) крупных сегментных дупликаций в предполагаемом сосновом предке, приводящих к расширению генома, с последующим расхождением последовательностей ДНК. Из трех представленных гипотетических сценариев два базируются на допущении, что древняя полиплоидия могла играть роль в эволюции сосен (Ahuja, 2005). Важное значение древней полиплоидии в дифференциации родов различных групп растений придает также Стеббинс (Stebbins, 1971).

Среди современных хвойных вариабельность числа хромосом (миксоплоидия, или полисоматия, анеуплоидия, а также появление В-хромосом) наблюдается в семействах Cupressaceae, Pinaceae, Podocarpaceae Endl., Taxaceae S.F. Gray (Муратова, Круклис, 1988). В последние годы получены данные о том, что изменения числа хромосом достаточно широко распространены в популяциях видов семейства Pinaceae, произрастающих в на границах ареалов, в естественно экстремальных экотопах, а также в зонах влияния антропогенных факторов среды (Седельникова и др., 2010а). При этом прослеживается прямая связь степени экстремальности условий произрастания и антропогенной нагрузки с уровнем вариабельности хромосомных чисел и встречаемости клеток с числом хромосом, отличным от диплоидного, в семенном потомстве деревьев. Миксоплоидия и анеуплоидия часто встречаются у видов семейства Pinaceae в условиях интразональной



экстремальности в болотных и горных экотопах (Седельникова, 2010а, б). Максимально высокий для хвойных уровень миксоплоидии ( $2n = 19, 20, 24, 48$ ;  $2n = 21, 23, 24, 27$ ;  $2n = 24, 25, 36$ ;  $2n = 24, 36$ ;  $2n = 24, 36, 48$ ;  $2n = 24, 48$ ) установлен в популяциях субарктической расы лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb. f. *polaris*), произрастающих в зоне влияния выбросов металлургических предприятий г. Норильска на северной границе видового ареала, и испытывающих исключительно сильное суммарное воздействие естественной и антропогенной экстремальности (Седельникова, Пименов, 2007).

В целом прослеживается тенденция увеличения числа хромосом у растений в соответствии с ухудшением температурных условий произрастания. Так, установлено, что среднее значение числа хромосом сосудистых растений флор северного полушария достоверно возрастает по мере увеличения географической широты местопроизрастания видов (Peruzzi et al., 2012).

Показано, что повышение изменчивости числа хромосом происходит при интродукции хвойных, что, вероятно, является следствием акклиматизации и адаптации растений в новых условиях произрастания. Например, достаточно высокий уровень миксоплоидии выявлен у представителей семейств Pinaceae – сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), сосны приморской (*Pinus pinaster* Aiton), сосны горной древовидной (*Pinus uncinata* Mill. ex Mirb.), межвидового гибрида сосны скрученной и сосны Банкса (*Pinus contorta* Dougl. ex Loud. x *Pinus banksiana* Lamb.) и Cupressaceae – туи восточной (*Thuja orientalis* L.), туи западной (*Thuja occidentalis* L.), кипариса аризонского (*Cupressus arizonica* Greene), кипарисовика Лаусона (*Chamaecyparis lawsoniana* (A. Murr.) Parl.), а также других видов хвойных при интродукции в различных географических регионах, далеких от их естественных ареалов (Седельникова и др., 2010а, 2011, 2014).

Миксоплоиды и анеуплоиды у хвойных являются источниками генетического материала в процессе возникновения хромосомных перестроек (Ahuja, 2005). Предполагается, что миксоплоидия обеспечивает устойчивость

хвойных к стрессовым условиям среды (Буторина, 1989; Муратова, Круклис, 1982). Онтогенетические вариации числа хромосом в соматических клетках, по всей вероятности, могут увеличивать адаптивный потенциал растений в неблагоприятных условиях произрастания, поскольку сочетание клеток разной ploидности повышает изменчивость генома. При этом полиплоидизация клеток в онтогенезе может быть связана с приобретением ими специфических особенностей, отсутствующих у диплоидных клеток, которые создают новые предпосылки для действия факторов естественного отбора (Кунах, 2011а, б). Известно, что онтогенетическая полиплоидия вызывает целый ряд генетических и эпигенетических изменений, активацию мобильных генетических элементов, вследствие чего возникают множественные дубликации, изменяются экспрессия генов, количество ДНК и структура всего генома (Murray, 2005; Патрушев, Минкевич, 2007).

Отклонения от диплоидного числа хромосом у хвойных, как правило, сопровождаются морфологическими (фенотипическими) аномалиями и модификациями роста и габитуса растений. Так, спорадически с очень низкой частотой возникающие в питомниках у хвойных полиплоиды и анеуплоиды отличаются карликовым ростом (Ahuja, 2005). Произрастающие в условиях природной экстремальности на болотах Западной Сибири и на границе видового ареала в Южном Забайкалье деревья сосны обыкновенной с нарушениями роста и развития – «ведьмиными метлами» мутантного происхождения, карликовостью, наростами, «плакучестью» кроны – являются миксоплоидами, а также формируют миксоплоидное семенное потомство (Muratova, Sedelnikova, 2000; Седельникова и др., 2010а, б). Отдельные декоративные формы хвойных, полученные в процессе селекции, представляют собой полиплоиды и миксоплоиды. Например, среди культиваров туи гигантской (*Thuja gigantea* Nutt. var. *gracilis* Beissn.) и туи западной имеются миксоплоидные деревья, некоторые расы и сорта можжевельника китайского с различной окраской хвои и разнообразной формой кроны являются

триплоидами или тетраплоидами (Муратова, Круклис, 1982; Седельникова и др., 2014).

Для сосны корсиканской (*Pinus laricio* Poir.) установлены два различных размера генома, коррелирующие с неодинаковыми морфологическими (ростовыми) типами деревьев – карликовые растения, которые выращены из семян, собранных с компактных мутантных ветвей, имеют существенно меньший геном по сравнению с нормальными контрольными особями (Lin et al., 1988). Связь размера генома с жизненной формой растений выявлена у 20 эндемичных видов голосеменных из Новой Зеландии. В целом, наибольший размер генома свойственен деревьям, наименьший – кустарникам, промежуточный – небольшим деревьям, несмотря на широкий диапазон изменчивости в каждой категории. В то же время, виды хвойных из семейства подокарповые (Podocarpaceae Endl.) из рода Прумнопитис (*Prumnopitys Philippi*), представляющие собой деревья 30-метровой высоты, имеют меньшее содержание ДНК в геноме по сравнению с кустарниковым видом подокарпом снежным (*Podocarpus nivalis* Hook.) (Murray, 1998). При этом по данным, приведенным в сводке Е.Н. Муратовой, М.В. Круклис (1988), представители семейства Podocarpaceae отличаются высокой изменчивостью числа хромосом.

У некоторых видов хвойных в хромосомных наборах отдельных деревьев содержатся добавочные, или В-хромосомы. Добавочные хромосомы, представляющие собой элементы В-генома, достаточно разнородны по своему происхождению, структуре и механизмам наследования, а также по их роли в адаптации конкретных видов (Борисов, 2013). Приводятся данные, что В-хромосомы могут содержать гены, кодирующие рРНК (Jones, 2012). Определенную роль в образовании В-хромосом растений, очевидно, играют мобильные генетические элементы (Кунах, 2013). Функциональное влияние В-хромосом в настоящее время оценивается с разных точек зрения: их «паразитической» роли (Рубцов, Бородин, 2002), коэволюции А- и В-геномов (Camacho, 2005), а также возможного адаптивного значения (Кунах, 2010; Jones, 2012; Борисов, 2013). Предполагается, что эффекты присутствия

добавочных хромосом обуславливают рост уровня изменчивости генома и повышение полиморфизма популяций растений при воздействии стрессовых факторов (Кунах, 2010). Существенным является тот факт, что В-хромосомы обеспечивают полиморфизм количества ядерной ДНК среди особей в популяции (Jones, 2012).

В популяциях хвойных появление и увеличение числа В-хромосом связано с неблагоприятными факторами произрастания (Moir, Fox, 1977; Teoh, Rees, 1977; Муратова, 2000; Седельникова и др., 2010а). Так, впервые для представителей рода *Larix* В-хромосомы были найдены в популяции лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) в Восточной Сибири в условиях резкоконтинентального климата и в норильской популяции лиственницы сибирской на северо-восточной границе ареала в зоне техногенного загрязнения (Муратова, 2000; Седельникова, Пименов, 2007). У представителей рода *Picea*, в котором особенно распространены В-хромосомы ( $2n=24+1-6B$ ), их встречаемость повышается на границах ареалов и на экологических пределах произрастания видов. Добавочные хромосомы обнаружены (в отдельных случаях в полиплоидных клетках) в популяциях ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в болотных экотопах Западной Сибири (Седельникова и др., 2010а). В-хромосомы выявлены также впервые для видов в высокогорных популяциях ели тянь-шаньской (*Picea shrenkiana* Fisch. et C. A. Mey.) на хребте Кунгей Алатау и ели обыкновенной (*Picea abies* (L.) Н. Karst.) в Западных Родопях на юго-западной границе ареала (Карпюк и др., 2009; Пименов и др., 2012). По данным Тео и Рис (Teoh, Rees, 1977), у особей ели сизой (*Picea glauca* (Moench) Voss) наличие одной В-хромосомы увеличивает количество ДНК на 2.7%.

Возникновение полиплоидов и миксоплоидов у хвойных может происходить в результате соматической редукции хромосом, их неразъединения, элиминации или удвоения на ранних стадиях эмбриогенеза, асинхронного деления центромеры, образования диплоидных пыльцевых зерен, а также обуславливаться другими причинами. Все существующие попытки объяснения сравнительно редкой встречаемости полиплоидов у хвойных

базируются на гипотезах, высказанных еще в 30-50х годах XX в.: наличие высокой частоты интерстициальных хиазм в мейозе, отсутствие двойного оплодотворения (хотя и не у всех видов), изменение ядерно-плазменных отношений из-за увеличения количества ДНК, экоспецифическая дифференциация между совместимыми таксонами и вероятность высокого уровня межвидовой гибридизации (Муратова Е.Н., Круклис М.В., 1982; Sedelnikova T.S., Muratova E.N., Pimenov A.V., 2011)

Несмотря на ограниченную встречаемость полиплоидии среди современных хвойных, в семействах кипарисовые, сосновые, подокарповые (*Podocarpaceae* Endl.), таксодиевые (*Taxodiaceae* Warm.), тиссовые (*Taxaceae* S.F. Gray) встречаются анеуплоидия (нарушение плоидности) и миксоплоидия, или полисоматия (наличие в одной ткани, наряду с диплоидными, клеток разного уровня плоидности). У некоторых видов в хромосомных наборах отдельных деревьев содержатся добавочные, или В-хромосомы (Ahuja M. R., 2005; Муратова Е.Н., Круклис М.В., 1982; Муратова Е.Н., Круклис М.В., 1988; Муратова Е.Н., 2000). В последние годы получено много новых данных об изменениях чисел хромосом хвойных и их возможной роли в процессах микроэволюции и адаптации у представителей данной группы растений (Sedelnikova T.S., 2016; Sedelnikova T.S., Muratova E.N., Pimenov A.V., 2011).

## **1.2. Хромосомные перестройки у хвойных**

Хромосомные перестройки являются одним из механизмов эволюции и внутривидовой дивергенции растений. Возможно, что некоторые хромосомные aberrации имеют адаптивное значение и благодаря этому широко распространяются в отдельных географических популяциях растений (Бадаева, Салина, 2013). Считается, что эволюция генома видов семейства Pinaceae сопровождается в основном двумя типами хромосомных перестроек – инверсиями и реципрокными транслокациями (Puizina et al., 2008). Хромосомные перестройки типа инсерций и дупликаций провоцируются

мобильными генетическими элементами (Feschotte et al., 2007), возрастание активности которых в экстремальных условиях может играть адаптивную роль. Предполагается (Патрушев, Минкевич, 2007), что наиболее существенный вклад в эндогенный мутагенез организмов вносит, наряду с мобильными генетическими элементами, и такой фактор, как экологическая обстановка.

К настоящему времени получены данные о том, что экстремальные факторы среды модифицируют геномную изменчивость и приводят к усилению мутационных процессов в популяциях видов *Pinaceae*, произрастающих в естественно экстремальных экотопах и в условиях различного по характеру и степени антропогенного воздействия. У видов из родов *Abies*, *Larix*, *Picea*, *Pinus*, произрастающих в Евразии на южной и северной границах видовых ареалов и за их пределами, в интразонально экстремальных (болотных, горных) экотопах, а также в условиях антропогенного стресса с высокой частотой встречаются многочисленные типы хромосомных перестроек. В метафазе митоза выявляются такие структуры, как кольцевые хромосомы, ацентрические кольца и дицентрические хромосомы, часто сопровождающиеся появлением фрагментов, «остаточные» ядрышки, отклонения положения центромеры от нормального у отдельных хромосом, нарушения спирализации хромосом. В ана-телофазе митоза наблюдаются одиночные и парные мосты с фрагментами и без них, отставания хромосом, многополюсные расхождения, отрыв отдельных хромосом или группы хромосом от ахроматинового веретена, а также комплексные нарушения (Butorina, Evstratov, 1996; Micieta, Murin, 1997; Muratova, Sedelnikova, 2000; Sedelnikova, Pimenov, 2002; Седельникова, 2003; Пименов, Седельникова, 2006; Седельникова, Пименов, 2007; Калашник, 2008; Машкина и др., 2009; Коршиков и др., 2012, 2013). Повреждения «жесткого типа», к которым относятся С-митоз, пульверизация и агглютинация хромосом, обнаружены у хвойных в условиях радиоактивного загрязнения лесов в зоне Чернобыльской АЭС (Butorina, Evstratov, 1996) и у деревьев с «ведьмиными метлами» в болотных экотопах Западной Сибири (Седельникова и др., 2000, 2010б).

Выявленные хромосомные перестройки диагностируют делеции, инсерции, инверсии, транслокации и другие типы мутаций, имеющие различное значение для эволюционной динамики геномов хвойных в экстремальных условиях их произрастания. Вероятно, возникновение хромосомных перестроек и их высокая концентрация в популяциях хвойных, произрастающих в условиях экстремальности, может рассматриваться как мера их генетического разнообразия и отражать определенную степень экологической пластичности (Седельникова и др., 2010б).

По результатам исследований Седельниковой Т.С. в искусственных насаждениях сосны обыкновенной за пределами её ареала, в сухой степи, выявлено значительно количество геномных и хромосомных нарушений. Зарегистрированы изменения числа хромосом (миксоплоидия), а также хромосомные аберрации, представленные кольцевыми структурами, надетыми кольцевыми хромосомами, дицентрическими хромосомами, фрагментами. Спектр этих мутаций сходен с характером перестроек в естественных популяциях этого вида из условий произрастания с экстремальными природными факторами (Седельникова Т.С., 2003). В условиях высокого техногенного загрязнения из структурных мутаций основную долю составляют фрагментации хромосом, а из геномных наиболее характерны случаи отрыва отдельных хромосом или группы хромосом от ахроматинового веретена. и то и другое создаёт потенциальную возможность потери делящейся клеткой части хромосомного материала, что, безусловно, является патологическим фактором (Калашник Н.А., 2008).

В клетках корешков проростков семян двух видов хвойных – широкоареальной *Pinus sylvestris* и узкоареальной – *P. pallasiana*, произрастающих в различных техногенно нарушенных и загрязненных экотопах Донбасса и Кривбасса, обнаружен высокий уровень патологий митоза – мостов на стадии ана-телофазы. Наиболее часто встречаются одиночные мосты. Эти два вида сосны характеризуются значительно большей реактивностью на загрязнение окружающей среды, чем *Picea abies* (Коршикови

др., 2013). Исследования на двух модельных деревьях сосны с «ведьмиными метлами» с олиготрофного болота Западной Сибири показали, что частота встречаемости полиплоидных клеток варьирует от 8.4 до 83.3% на проросток. Выявлены фрагменты, а при изучении митоза отмечены аномалии делений в ана- и телофазе, среди которых имеются отстающие и хаотически расходящиеся хромосомы (Седельникова и др., 2000).

Установлено, что у семенного потомства деревьев в искусственном насаждении сосны обыкновенной – *Pinus sylvestris* – на евтрофном осушенном болоте встречаемость корневых меристем с аномалиями митоза значительно ниже, чем в естественной популяции этого вида, испытавшей мелиоративное стресс-воздействие. При этом лабораторная всхожесть семян существенно выше у деревьев из искусственного насаждения по сравнению с растениями из естественной популяции. В ана-телофазных клетках корневых меристем представлен широкий спектр нарушений: неправильное расхождение хромосом, многополюсный митоз, выбросы хромосом за пределы пластинки, отстающие и забегающие хромосомы, одиночные и парные мосты, С-митоз, агглютинация хромосом, комплексные мутации (Пименов, Седельникова, 2006)



## Глава 2. Объекты и методы исследования

### 2.1. Объекты исследования

Для исследований были взяты семена видов хвойных из семейств Cupressaceae и Pinaceae. Дендрологическая характеристика видов дана по работам Н.Е. Булыгина (1985), Л.П. Смоляка и др. (1990).

Семейство кипарисовые (Cupressaceae Bartl.)

Род секвойядендрон (*Sequoiadendron* Buchh.)

Секвойядендрон гигантский (*Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) = *Sequoia giganteum* Torr.). Семена собраны с деревьев в естественных оптимальных условиях произрастания вида в Национальных парках «Секвойя» и Кингз Каньон, южная часть Сьерра-Невады, окр. г. Висейлия, США, в 2010 г. М.В. Барковой (Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН).

Секвойядендрон гигантский (рис.1) – дерево высотой до 50-100 м, диаметром 10 м, с прямым колонновидным стволом и ширококонической низкоопущенной кроной. Хвоя чешуеобразная или шиловидная, длиной 5-15 мм, почти трёхгранная, жёлто-зелёная, направленная вперёд, на побегах расположена спирально. Шишки яйцевидные, 5-8 см длиной и 3-5 см в диаметре, тёмно-бурые с деревянистыми семенными чешуями. Семена плоскоовальные, 4-6 мм с узким крыловидным выростом. Дерево засухоустойчивое, теплолюбивое, очень чувствительное к поздним весенним заморозкам. Продолжительность жизни – до 4000 лет.

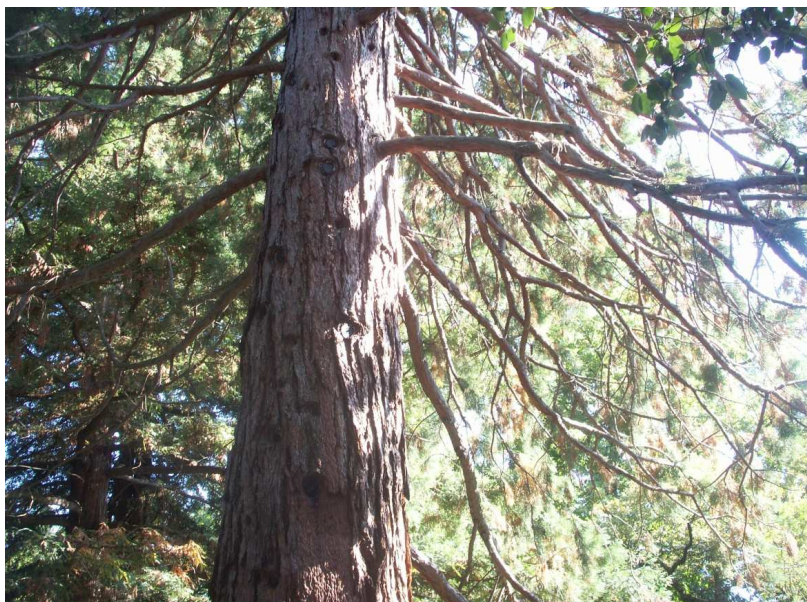


Рисунок 1. Секвойдендрон гигантский (*Sequoiadendron giganteum*), г. Ялта, Никитский ботанический сад (фото Т.С. Седельниковой).

#### Род кипарис (*Cupressus* L.)

Кипарис вечнозелёный (*Cupressus sempervirens* L.). Семена собраны с деревьев, интродуцированных в парковых насаждениях, г. Алушта, Автономная Республика Крым, Украина, в 2013 г. Т.С. Седельниковой (Институт леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН).

Кипарис вечнозелёный (рис. 2) – дерево высотой до 25 (30) м и до 0,5 м в диаметре, с широкопирамидальной или узкоконусовидной кроной, тонкими плотно прижатыми к стволу побегами, округлыми или слегка четырёхгранными. Хвоя короткая, многочисленная, плотно прижата к побегам, расположена к побегам супротивно, тёмно-зелёная, у молодых растений игловидная, у взрослых – чешуевидная, ромбическая. Шишки овально-шаровидные, 20-30 мм длиной, буро-серые, с 8-10 крепкими деревянистыми чешуями. Каждая чешуя имеет ножку, завершающуюся четырёх-шестиугольным выпуклым щитком, под которым находятся 6-7 семян. Семена тёмно-бурые, блестящие, 4-6 мм длиной, с плотным узким крылом. Кипарис теневынослив, засухоустойчив, переносит температуру до -20°C. К почве малотребователен, устойчив к загрязнению воздуха, декоративен.



Рисунок 2. Кипарис вечнозеленый (*Cupressus sempervirens*), г. Алушта (фото Т.С. Седельниковой).

#### Род туя (*Thuja* L.)

Туя западная (*Thuja occidentalis* L.). Семена собраны с деревьев, интродуцированных в парковых насаждениях, пос. Пятиморск, Калачевский р-н, Волгоградская обл., Россия, в 2007 г. Т.С. Седельниковой (Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН).

Туя западная (рис. 3) – дерево высотой 12-19 м. Хвоя чешуевидная, располагается супротивно-накрест, плотно прижата к побегу, тёмно-зелёная, блестящая, к зиме буреет. Побеги ветвятся в горизонтальной плоскости, вначале плоские, затем круглые. Шишки яйцевидно-продолговатые, длиной 10-15 мм, светло-коричневые. Семенные чешуи мягкие, кожистые. Семена сплюснутые, с двумя крылышками. Растёт медленно, морозостойка, засухоустойчива, теневынослива. К почвам нетребовательна, устойчива к газу и пыли. Живёт более 1000 лет.



Рисунок 3. Туя западная (*Thuja occidentalis*), пос. Пятиморск, Калачевский р-н, Волгоградская обл. (фото Т.С. Седельниковой).

#### Род биота (*Biota* (D. Don) Endl.)

Биота восточная, или туя восточная (*Biota orientalis* (L.) Endl. = *Thuja orientalis* L. = *Platycladus orientalis* (L.) Franco). Семена собраны с деревьев, интродуцированных в парковых насаждениях, пос. Пятиморск, Калачевский р-н, Волгоградская обл., Россия, в 2007 г. Т.С. Седельниковой (Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН).

Туя восточная (рис. 4) – дерево высотой 15-18 м или кустарник. Хвоя такая же, как у туи западной, но на плоской стороне с выдавленной железкой. Шишки яйцевидно-продолговатые, длиной 10-20 мм, сначала мясистые, с сизоватым налётом, позже сухие, красно-коричневые, с загнутыми наружу крючковатыми отростками. Семена бескрылые. Растёт медленно. Теневынослива, теплолюбива, хорошо переносит сухость воздуха и почвы. Малотребовательна к плодородию почвы.





Рисунок 4. Туя восточная (*Thuja orientalis*), г. Ессентуки (фото Т.С. Седельниковой).

## Семейство сосновые (Pinaceae Spreng. ex F. Rudolphi)

### Род сосна (*Pinus* L.)

Сосна Джеффри (*Pinus jeffreyi* Grev. et Balf.). Семена собраны с деревьев, произрастающих в естественных оптимальных условиях в Национальных парках «Секвойя» и Кингз Каньон, южная часть Сьерра-Невады, окр. г. Висейлия, США, 2010 г. М.В. Барковой (Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН).

Сосна Джеффри (рис. 5) – дерево 24-39 м высотой, 60-120 см в диаметре, ствол обычно прямой. Крона широко конусообразная либо закруглённая. Кора жёлто- или светло-коричневая. Крупные ветви направлены вверх с расширением. Хвоя собрана в пучки по 3 шт., 12-22 см длиной, слегка изогнута, серо- или жёлто-зелёные, по бокам хвоинок хорошо видны белые устьичные линии, края мелкозубчатые. Шишки слегка асимметричные, конусообразно-яйцевидные перед раскрытием и цилиндрично-яйцевидные после раскрытия, 15-30 см длиной, светло-красно-коричневые.

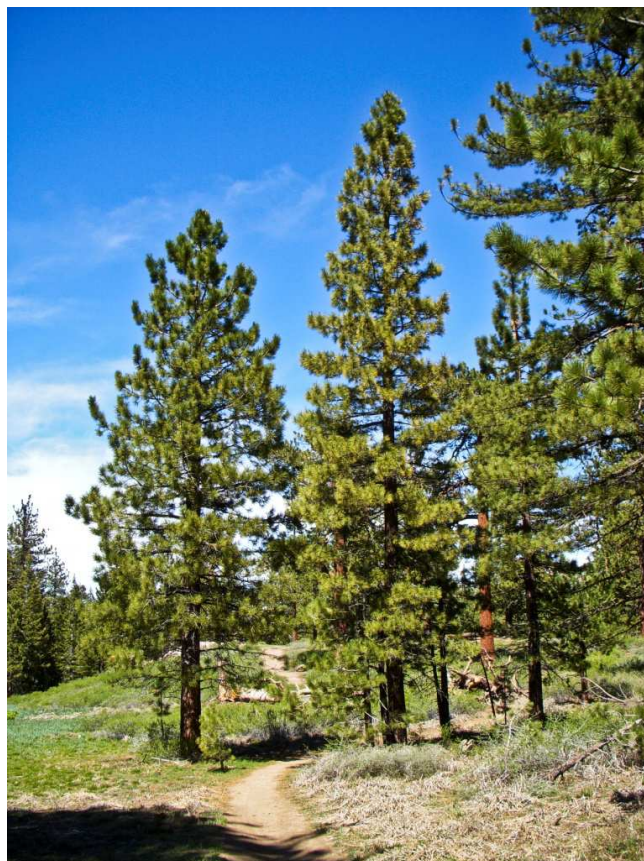


Рисунок 5. Сосна Джеффри (*Pinus jeffreyi*). (<http://all-pix.com/pinus-jeffreyi>)

Сосна приморская (*Pinus pinaster* Ait. = *Pinus maritima* Poir.). Семена собраны с деревьев, интродуцированных в парковых насаждениях, окр. г. Пицунда, Республика Абхазия, 2011 г. А.В. Пименовым (Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН).

Сосна приморская (рис. 6) представляет собой небольшие деревья 6-20 м, с искривлённым стволом 60-75 см в диаметре. Кора молодых побегов буровато-серая. Хвоя тёмно-зелёная, 13-20 см длиной, мелкопильчатая. Шишки яйцевидно-конические, обычно по 2-4 в мутовке, 6-10 см длиной, щитки около 2 см шириной, едва выпуклые, с тонким поперечным ребром. Семена коричневатые, 6-9 мм длиной, крыло около 20 мм длиной, светло-коричневое.



Рисунок 6. Сосна приморская (*Pinus pinaster*). (<http://picterest.info/V2FpbpdQ-pinus-pinaster/>)

Сосна калабрийская (*Pinus brutia* Ten.). Семена собраны с деревьев, интродуцированных в парковых насаждениях, окр. г. Пицунда, Республика Абхазия, 2011 г. А.В. Пименовым (Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН).

Сосна калабрийская (рис.7) – дерево до 30 м высотой со светлой широкой кроной, образованной простёртыми и вниз отогнутыми ветвями. Кора тёмно-бурая. Ствол обычно высокоочищенный от ветвей. Хвоя скрученная у концов ветвей, толстая, плотная, торчащая, 10-20 см длиной, ярко-зелёная. Шишки в мутовках по 2-4, реже одиночные, вниз отклонённые яйцевидно-конические, 9-18 см длиной, желто-коричневые, щитки ромбические. Семена удлинённо-яйцевидные, 7-8 мм длиной, серо-бурые, с крылом в -34 раза длиннее семени.



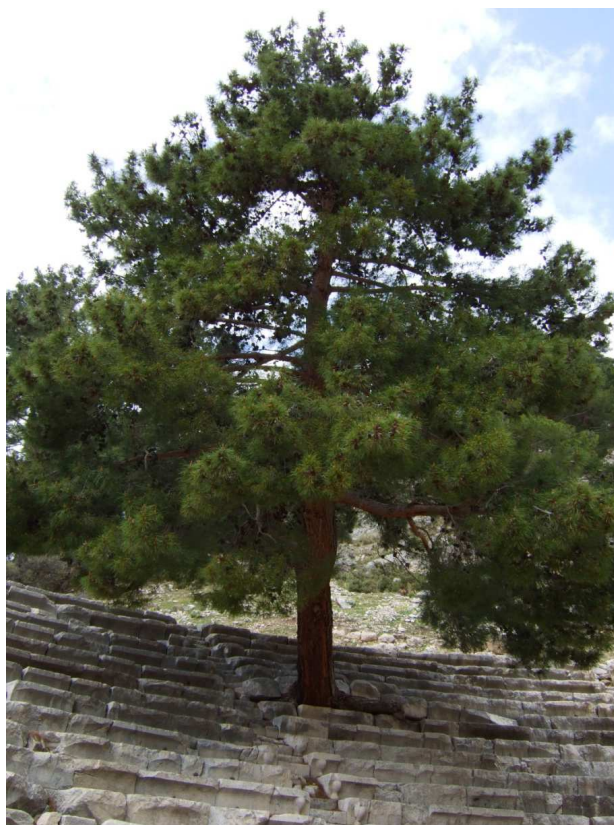


Рисунок 7. Сосна калабрийская (*Pinus brutia*).

[https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Pinus\\_brutia\\_Arykanda\\_1.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Pinus_brutia_Arykanda_1.jpg)

Сосна пицундская (*Pinus pityusa* Stev.). Семена собраны с деревьев, естественно произрастающих в реликтовой парковой роще, окр. г. Пицунда, Республика Абхазия, 2011 г. А.В. Пименовым (Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН).

Сосна пицундская (рис. 8) – дерево высотой до 30-37 м, диаметром 60-90 см. Крона у старых экземпляров раскидистая, ширококруглая. Хвоя длиной 10-17 см, шириной до 1,5 мм, по краям мелкопильчатая, тёмно-зелёная. Шишки почти сидячие, яйцевидно-конические, длиной 6-10 см, красновато-бурые или желтоватые, перпендикулярно отходят от побега. Семена неправильно-овальные (5,5-7 мм), тёмно-серые или черноватые, с прозрачным бурым крылом длиной 23-30 мм. Требовательна к теплу и свету, засухоустойчива и жаростойка.





Рисунок 8. Сосна пицундская (*Pinus pityusa*).

<http://www.plantarium.ru/page/image/id/138568.html>

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Семена собраны с деревьев-интродуцентов в насаждениях водоохраной зоны, средний плес Цимлянского водохранилища, окр. ст. Чир, Суровикинский р-н, Волгоградская обл., Россия, 2008 г. Т.С. Седельниковой.

Сосна обыкновенная (рис. 9) – дерево высотой 25-40 м и диаметром ствола 0,5-1,2 м. Ствол прямой. Крона высоко поднятая, конусовидная, а затем округлая, широкая, с горизонтально расположенными в мутовках ветвями. Кора в нижней части ствола толстая, чешуйчатая, серо-коричневая, с глубокими трещинами. Чешуйки коры образуют пластины неправильной формы. В верхней части ствола и на ветвях кора тонкая, в виде хлопьев (шелушится), оранжево-красная. Побеги вначале зелёные, затем к концу первого лета становятся серо-светло-коричневыми. Почки яйцевидно-конусообразные, оранжево-коричневые, покрыты белой смолой чаще тонким, реже более толстым слоем. Хвоинки расположены по две в пучке, (2,5-4 – 6-9) см длиной, 1,5-2 мм толщиной, серо- либо сизовато-зелёные, как правило, слегка изогнутые, края мелкозубчатые, живут 2-6 (-9) лет. Верхняя сторона хвоинок выпуклая, нижняя желобчатая, плотная, с хорошо заметными голубовато-белыми устьичными линиями. У молодых деревьев хвоинки длиннее (5-9 см), у старых короче (2,5-5). Образует чистые

насаждения и растёт вместе с елью, берёзой, осиной, дубом; малотребовательная к почвенно-грунтовым условиям, занимает часто непригодные для других видов площади: пески, болота. Приспособлена к различным температурным условиям. Отличается светолюбием, хорошо возобновляется на лесосеках и пожарищах.



Рис. 9. Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), Волгоградская обл., Суровикинский р.н., окр. с. Нижний Чир (фото Т.С. Седельниковой)

#### Род лиственница (*Larix* Mill.)

Лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.). Семена собраны в естественных насаждениях в окр. пос. Туим и искусственных посадках в окр. пос. Соленоозерное, Ширинский р-н, Республика Хакасия, Россия, 2004-2006 гг. А.В. Пименовым (Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН). Насаждения в окр. пос. Туим произрастают в экстремальных условиях загрязнения территории промышленными отходами металлургического производства. Было сформировано несколько выборок семян – популяционные и с учетом формовой дифференциации деревьев по окраске молодых женских шишек. Выборка из естественных насаждений в окр. пос. Туим включала популяционный сбор с 30 деревьев. Выборки из искусственных насаждений в

окр. пос. Соленоозерное, включали: 1) сбор с красношишечной формы (*L. sibirica* f. *rubriflora* Szaf.), 2) сбор с зеленошишечной формы (*L. sibirica* f. *viridiflora* Szaf.), 3) сбор с переходной по окраске между красношишечной и зеленошишечной (розовошишечной) формы (*L. sibirica* f. *rosea* Szaf.).

Лиственница сибирская (рис. 10а–в) – дерево высотой до 30-45 м. Крона широкопирамидальная. Ствол в нижней части нередко конусовидно утолщён. У старых деревьев ветви отходят почти горизонтально, изгибаясь наподобие канделябра. Хвоя длиной 30-50 мм, ярко-зелёная с сизоватым налётом. Почки расположены не строго спирально. Побеги светло-жёлтые, блестящие, молодые слегка опушены. Шишки длиной 2-5 см, яйцевидные, широко раскрытые. Семенные чешуи выпуклые, с плоско срезанными, загнутыми внутрь краями. Кроющие чешуи видны только у основания шишки. Семена косообратно-яйцевидные, длиной 3-7 мм, одна сторона плоская, блестящая, другая – матовая, светло-коричневая с тёмными пятнами. Крыло длиной 8-17 мм (как у всех лиственниц), плотно прикреплено к верхней части семени. Быстро растёт. К почве малотребовательна, но высокой продуктивности достигает на глубоких, плодородных, свежих, дренированных, суглинистых или супесчаных почвах, особенно содержащих известь. Значительно лучше других лиственниц переносит дым, газ, пыль и копоть.



Рис. 10а. Лиственница сибирская (*Larix sibirica*), Хакасия, Ширинский р-н (фото А.В. Пименова).





Рис. 10б. Красношишечная форма лиственницы сибирской (*L. sibirica* f. *rubriflora*).  
(фото Т.С. Седельниковой).



Рис. 10в. Зеленошишечная форма лиственницы сибирской (*L. sibirica* f. *viridiflora*).  
(фото Т.С. Седельниковой).

## **2.2. Методика определения качества семян**

Определение массы семян и их посевных качеств (энергии прорастания и всхожести) у исследованных видов хвойных производилось в соответствии с ГОСТом 13056.6-75, с некоторыми модификациями. Предварительно семена подвергались стратификации при температуре  $+5-7^{\circ}\text{C}$  не менее одного года.

Масса семян определялась путем взвешивания 1000 шт. чистых полнозернистых семян с помощью весов ВЛК-500 Г-М. Если в образце было меньшее количество семян, то их фактическая масса пересчитывалась в расчете на 1000 шт.

Для определения энергии прорастания на 7-й день проращивания и абсолютной всхожести (после отбраковки пустых семян) на 15-й, 18-й и 21-й дни проращивания образцы семян помещали в чашки Петри во влажную фильтровальную бумагу, проращивали при комнатной температуре ( $+20-24^{\circ}\text{C}$ ). В отдельных случаях для поддержания нужной температуры использовали термостат. Энергия прорастания определялась как процентное отношение числа семян, образовавших проростки за 7 дней, к количеству семян в образце. Абсолютная всхожесть определялась как процентное отношение числа семян, проросших за 15, 18, 21 дней, к общему числу проращиваемых семян.

## **2.3 Методика исследования чисел хромосом хвойных**

Для анализа хромосомных чисел использовались меристематические ткани кончиков корней проросших семян, поскольку они имеют большое число метафазных стадий митозов, а их клетки содержат крупные, хорошо окрашивающиеся хромосомы. Для приготовления временных («давленных») препаратов применялась методика Л.Ф. Правдина с соавторами (1972). Семена хвойных проращивали в чашках Петри до появления проростков длиной 5-10 мм. Затем кончики корешков прорастающих семян подвергались предфиксационной обработке 1% р-ром колхицина в течение 4-6 часов. Затем

корешки промывали в дистиллированной воде, меняя ее несколько раз. Фиксация проростков производилась спиртово-уксусной смесью из расчета 3 части этилового спирта и 1 часть «ледяной» уксусной кислоты (3:1).

На следующем этапе проростки подвергались окрашиванию. Приготавливался 1% р-р ацетогематоксилина. Для этого 1 г сухого гематоксилина растворяли в 50 мл дистиллированной воды путем нагревания на водяной бане. После отстаивания раствора в него добавлялась «ледяная» уксусная кислота до нужного объема. Корешки погружались вначале в 4% р-р квасцов, а затем в приготовленный краситель, и выдерживались в течение 10-15 мин. Время окрашивания варьировалось для достижения необходимого эффекта контрастностиготавливаемых препаратов.

Для просмотра использовались «давленные» препараты, приготовленные стандартным способом. Для этого исследуемый корешок помещался на предметное стекло в 65% р-р хлоралгидрата, применяемый в целях просветления и мацерации препаратов. Затем отрезался кончик корешка не более 3-5 мм длины и раздавливался с помощью деревянной палочки и стального шпателя под покровным стеклом. Для удаления излишней влаги с препарата использовалась фильтровальная бумага.

Препараты просматривали в проходящем свете под микроскопом Axiostar plus (Carl Zeiss), с использованием системы формирования изображений AxioVision. Подсчет числа хромосом производился в метафазных клетках. Метафазные пластинки с полным набором хромосом, их хорошим разбросом и сходной степенью спирализации фотографировали в иммерсионной системе (объектив  $\times 90$ ).

## Заключение

По результатам проведенных исследований можно сформулировать следующие выводы:

1. Значения массы 1000 шт. семян *Thuja occidentalis*, *Pinus brutia*, *Pinus pityusa*, *Sequoiadendron giganteum*, *Cupressus sempervirens*, *Thuja orientalis*, *Pinus pinaster*, *Pinus jeffreyi* соответствуют их видовым характеристикам.

2. Показатели качества (всхожесть и энергия прорастания) семян *Thuja occidentalis*, *Pinus brutia*, *Pinus pityusa*, *Sequoiadendron giganteum*, *Cupressus sempervirens*, *Thuja orientalis*, *Pinus pinaster*, *Pinus jeffreyi* значительно варьируют, что может быть связано с различными сроками их сбора, условиями стратификации, периодом проращивания, успешностью опыления.

3. В диплоидном наборе исследованных видов семейства Cupressaceae (*Sequoiadendron giganteum*, *Cupressus sempervirens*, *Thuja orientalis*) содержатся 22 хромосомы ( $2n = 2x = 22$ ), видов Pinaceae (*Pinus pinaster*, *Pinus jeffreyi*, *Pinus sylvestris*, *Larix sibirica*) – 24 хромосомы ( $2n = 2x = 24$ ).

4. Среди видов, произрастающих в условиях интродукции (*Thuja orientalis*, *Cupressus sempervirens*, *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris*), миксоплоидия обнаружена у *Pinus pinaster* и *Pinus sylvestris*.

5. У всех произрастающих в естественных условиях видов (*Sequoiadendron giganteum*, *Pinus jeffreyi*, *Larix sibirica*) найдена миксоплоидия. У *Sequoiadendron giganteum* и *Pinus jeffreyi* миксоплоидия выявлена впервые для данных видов. У *Larix sibirica* отмечено появление добавочных, или В-хромосом.

6. Наибольшая частота встречаемости метафазных клеток с нарушениями числа хромосом отмечена для естественной популяции *Larix sibirica*, произрастающих в условиях антропогенного загрязнения, а отсутствие изменений хромосомных чисел характерно для *Thuja orientalis* и *Cupressus sempervirens* в условиях интродукции в благоприятных условиях парковых и курортных зон.

7. Хромосомные перестройки с высокой частотой встречаемости обнаружены в семенном потомстве естественной популяции *Larix sibirica*, произрастающей в условиях антропогенного загрязнения.

8. Изменчивость числа хромосом и хромосомные перестройки у хвойных могут служить в качестве тест-критериев для проведения цитогенетического мониторинга естественных популяций хвойных в экотопах с различной степенью природной и антропогенной экстремальности, а также в условиях интродукции.



## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Бадаева Е.Д., Салина Е.А. Структура генома и хромосомный анализ растений // Вавиловский журн. генетики и селекции. 2013. Т. 17. № 4/2. С. 1017–1043.
2. Биоразнообразие лиственниц Азиатской России. / Отв. ред. С.П. Ефремов, Л.И. Милютин; Рос. акад. наук, Сиб. Отд-ние, Ин-т леса им. В.Н. Сукачева. – Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2010. 159 с.
3. Борисов Ю.М. В-хромосомы и пластичность вида // Экологическая генетика. 2013. Т. XI. № 2. С. 73–83.
4. Булыгин Н.Е. Дендрология: Учебное пособие для вузов. М.: Агропромиздат, 1985. 280 с.; Смоляк Л.П., Антипов В.Г., Гуняженко И.В. Дендрология: Учеб. пособие для вузов. Минск: Вышэйшая школа, 1990. – 160 с.
5. Буторина А.К., Белозерова М.М., Пожидаева И.М., Мурая Л.С., Хатунцева Л.Н. Значение кариологических исследований для эффективного подбора пар при гибридизации и для ранней оценки гибридного потомства // Тезисы докладов научной конференции «Состояние и перспективы развития лесной генетики, селекции, семеноводства и интродукции. Методы селекции древесных пород». – Рига, 1974. – С. 185–187.
6. Буторина А.К. Факторы эволюции кариотипов древесных // Успехи соврем. биол. – 1989. – 108, вып. 3 (6). – С. 342-357.
7. ГОСТ 13056.6-75. Семена деревьев и кустарников. Методы определения всхожести. М. - 1975. - 37 с.
8. Дубинин Н.П. Общая генетика . М.: Наука, 1986. – 559 с.
9. Захаренко Г.С. Биологические основы интродукции и культуры видов рода кипарис (*Cupressus* L.). Киев: Аграрна наука, 2006. – 256 с.
10. Калашник Н.А. Хромосомные нарушения как индикатор оценки степени техногенного воздействия на хвойные насаждения // Экология. 2008. № 4. с. 276-286.

- 11.Карпюк Т.В., Муратова Е.Н., Владимирова О.С., Седельникова Т.С. Кариологический анализ ели Шренка // Лесоведение. 2009. № 1. С. 52–58.
- 12.Квитко О.В., Муратова Е.Н., Сизых О.А., Владимирова О.С. Числа хромосом некоторых видов хвойных // Бот. журн. – 2009. – Т. 94. – № 2. – С. 145-147.
- 13.Козубов Г.М., Муратова Е.Н. Современные голосеменные. Л.: Наука, 1986. 193 с.
- 14.Коршиков И.И., Ткачева Ю.А., Лаптева Е.В. Патологии митоза (мосты) в клетках проростков семян трех видов хвойных популяций и насаждений техногенно загрязненных территорий // Автохтонні та інтродуковані рослини. – Випуск 9. – 2013. – с. 92-100.
- 15.Кунах В.А. Пластичность генома соматических клеток и адаптивность растений // Молекулярн. и прикладн. генет. – 2011. – 12. – С. 7–14.
- 16.Кунах В.А. Додаткові або В-хромосоми рослин. Походження і біологічне значення // Вісн. Українськ. тов. генетиків і селекціонерів. – 2010. – 8, № 1. – С. 99–139.
- 17.Кунах В.А. Мобільні генетичні елементи і пластичність геному рослин. Київ: Логос. 2013. 288 с.
- 18.Муратова Е.Н., Круклис М.В. Хромосомные числа голосеменных растений. –Новосибирск: Наука, 1988. – 117 с.
- 19.Муратова Е.Н. В-хромосомы голосеменных // Успехи соврем. биол. – 2000. –120, № 5. – С. 452–465.
- 20.Муратова Е.Н. Кариологическое исследование *Larix sibirica* (*Pinaceae*) в различных частях ареала // Бот. журн. – 1991. – Т. 76. – № 11. – С. 1586-1595.
- 21.Муратова Е.Н., Круклис М.В. Полиплоидия, анеуплоидия и гаплоидия у голосеменных растений // Цитол. и генет. – 1982. – № 6. – С. 56–66.
- 22.Муратова Е.Н., Седельникова Т.С., Пименов А.В. и др. Развитие кариологических и цитологических методов для анализа популяций хвойных в различных эколого-географических условиях // Эколого-

- географические аспекты лесообразовательного процесса. Матер. Всерос. конф. с участием иностранных учёных. Красноярск, 2009. С. 317-320.
23. Патрушев Л.И., Минкевич И.Г. Проблемы размера геномов эукариот // Успехи биол. химии. – 2007. – 47. – С. 293–370.
24. Пименов А.В., Седельникова Т.С., Ташев А.Н. Числа хромосом видов *Pinaceae* в Болгарии // Ботан. журн. 2012. Т. 97. № 9. С. 1238a–1241.
25. Пименов А.В., Седельникова Т.С. Аномалии митоза в проростках *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) на евтрофном осушенном болоте // Ботан. журн. №10. 2006. с. 1537-1544.
26. Правдин Л.Ф., Бударлагин В.А., Круклис М.В., Шершукова О.П. Методика кариологического изучения хвойных пород // Лесоведение. 1972. № 2. С. 67-75.
27. Правдин Л.Ф., Бударлагин В.А., Круклис М.В., Шершукова О.П. Методика кариологического изучения хвойных пород // Лесоведение. – 1972. - № 2. – С. 67-75.
28. Пробатова Н.С. Числа хромосом растений как источник информации при изучении флоры Дальнего Востока России // Вестн. ДВО РАН. – 2003. – № 3. – С. 54-67.
29. Рубцов Н.Б., Бородин П.М. Эволюция хромосом: от А до В и обратно // Природа. 2002. № 3. С. 59–66.
30. Сарсекова Д., Исмаилов В. Качество семян хвойных интродуцентов в условиях арборетума АО «Лесной питомник» Алматинской области. Открытое Европейско-Азиатское первенство по научной аналитике – «Казахстан», 2014. DOI: <http://dx.doi.org/10.18007/gisap:bvmav0i6.1016>.
31. Седельникова Т.С., Муратова Е.Н. Кариологическое изучение *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) с «ведьминой метлой», растущей на болоте // Ботан. журн. – 2001. – Т. 86, № 12. – С. 50-60.
32. Седельникова Т.С. Числа хромосом некоторых видов семейств *Pinaceae* и *Cupressaceae* в искусственных и парковых насаждениях // Ботанический журнал. 2016. Т. 101. № 11. С. 1350-1352.

- 33.Седельникова Т.С., Пименов А.В. Хромосомные мутации у лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) на Таймыре // Изв. РАН. Сер. биол. 2007. № 2. С. 244–247.
- 34.Седельникова Т.С., Пименов А.В., Грабовой В.Н., Пономаренко В.А. Числа хромосом культиваров *Thuja occidentalis* (Cupressaceae) в Национальном дендрологическом парке «Софиевка» // Ботанический журнал. – 2014. – 99, № 8. – С. 941–944.
- 35.Седельникова Т.С., Пименов А.В., Вараксин Г.С., Янковска В. Числа хромосом некоторых видов хвойных // Бот. журн. 2005. Т. 90. №10. С. 1611-1612.
- 36.Седельникова Т.С., Пименов А.В., Ташев А.Н. Числа хромосом видов Cupressaceae при интродукции в Болгарии // Ботан. журн. 2011. Т. 96. № 7. С. 974–975.
- 37.Седельникова Т.С., Муратова Е.Н., Пименов А.В. Изменчивость хромосомных чисел голосеменных растений // Успехи соврем. биол. 2010а. Т. 30. № 6. С. 557–568.
- 38.Седельникова Т.С., Муратова Е.Н., Пименов А.В. Экологическая обусловленность дифференциации кариотипов болотных и суходольных популяций видов Pinaceae // Ботан. журн. 2010б. Т. 95. № 11. С. 1513–1520.
- 39.Седельникова Т.С., Муратова Е.Н. Кариологическое изучение *Pinus sylvestris* (Pinaceae) с «ведьминой метлой», растущей на болоте / // Ботан. журн. – 2001. – 86, № 12. – С. 50-60.
- 40.Седельникова Т.С. Хромосомные и геномные мутации у сосны обыкновенной в Нижнем Поволжье // Лесоведение. 2003. № 6. с. 28-33.
- 41.Седельникова Т.С., Муратова Е.Н., Ефремов С.П. Морфологические и цитологические особенности «ведьминой метлы» сосны обыкновенной // Лесоведение. - №6. – 2000. – с. 48-71.
- 42.Седельникова Т.С., Селянина А.О. Исследование чисел хромосом местных и интродуцированных видов семейств Cupressaceae и Pinaceae в

- парковых насаждениях // Селекційно-генетична наука і освіта (Парієві читання) // Матеріали VI міжнародної наукової конференції / [Редкол.: О. О. Непочатенко (відп. ред.) та ін.]. – Умань, 2017. – С. 227-231.
43. Сизых О.А., Квитко О.В., Муратова Е.Н., Тихонова И.В. Формовое разнообразие и кариологические особенности лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) юга Сибири // Хвойные бореальной зоны. – 2006. – Т. XXIII. – С. 202-210.
44. Третьякова И.Н. Эмбриология хвойных: Физиологические аспекты. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1990. – 157 с.
45. Чепинога В.В. Хромосомные числа растений флоры Байкальской Сибири. Новосибирск: Наука, 2014. – 419 с.
46. Чернышов М.П., Арефьев Ю.Ф., Титов Е.В., Беспаленко О.Н., Дорофеева В.Д., Кругляк В.В., Пятых А.М. Хвойные породы в озеленении Центральной России / Под общ. ред. проф. М.П. Чернышова. – М.: Колос, 2007. – 328 с.
47. Щапова А.И. Разнообразие жизненных циклов и их роль в эволюции базового числа хромосом гаплоидных геномов у разных типов живых организмов // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2013. Т. 17. № 1. С. 6–16.
48. Ahuja M. R. Polyploidy in gymnosperms: revisited // *Silvae Genet.* – 2005. – 54, № 2. – P. 59–69.
49. Ahuja M. R., Neale D. Evolution of genome size in conifers // *Silvae Genet.* – 2005. – 54, № 3. – P. 126–137.
50. Butorina A. K. The effect of irradiation from the Chernobyl nuclear power plant accident on the cytogenetic behavior and anatomy of trees / A. K. Butorina, N. E. Kosichenko, Yu. N. Isakov, I. M. Pozhidaeva // *Cytogenetics study of forest trees and shrub species: proc. First IUFRO Cytogenet. Work. Party S2.04-08 Symp.* - Zagreb, 1997. - P. 211-226.
51. Camacho J.P.M. B-chromosomes // *The Evolution of the Genome* edited by T.R. Gregory. 2005. P. 223–285.

52. Farjon A. World Checklist and bibliography of conifers. – The Royal Botanic Garden, Kew. 1998.
53. Fins L. Seed germination of Giant Sequoia // Spring. Tree Planters' Notes. 1981. № 3. P. 3-8.
54. Hunziker J.H. Estudios cromosomicos en Cupressus y Libocedrus (Cupressaceae) // Rev. Invest. Agric. – 1961. – T. 15, N 2. – P. 169-185.
55. Jones R.N. B chromosomes in plants // Plant Biosyst. 2012. V. 146. N 3. P. 727–737.
56. Khoshoo T.N. Polyploidy in gymnosperms // Evolution. 1959. V. 13. № 1. P. 24-39.
57. Kuroki Y. Karyotype studies on important conifers // Bull. Miyazaki Univ. For. – 1969. – N 5. – P. 41-77.
58. Kuroki Y. On the karyotype of *Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) Buchh. // Proc. 26th Meet. Japan. Forestry Assoc., Kyushu Branch. – 1970. – N 24. – P. 77-78.
59. Lin Y.Q., Bitonti M.B., Ciolli M., Innocenti A.M. Somatic mutagenesis in *Pinus laricio*. A cytophotometric analysis of DNA and histone content in 2C meristematic nuclei // Caryologia. 1988. V. 41. P. 137–142.
60. Miller C.N. Mesozoic conifers // Bot. Rev. 1977. V. 43. № 2. P. 217-280.
61. Moir R.B., Fox D.P. Supernumerary chromosome distribution in provenances of *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. // Silvae genetica. 1977. V. 26. № 1. P. 26–33.
62. Muratova E.N., Sedelnikova T.S. Karyotypic variability and anomalies in populations of conifers from Siberia and Far East // Cytogenetic Studies of Forest Trees and Shrubs – Review, Present Status, and Outlook on the Future. Special issue of the Forest Genetics. – Zloven, 2000. – P. 129–141.
63. Murray B.G. When does intraspecific C-value variation become taxonomically significant? // Ann. of Bot. – 2005. – 95. – P. 119–125.
64. Murray B.G. Nuclear DNA amounts in gymnosperms // Ann. of Bot. 1998. V. 82. P. 3–15.

- 65.Nagano K., Toda Y. The chromosomes of Cupressaceae. III. Comparison of karyotypes in some genera of Cupressaceae // Proc. 97th Meet. Japan. Forestry Assoc. – 1986. – P. 433-435.
- 66.Peruzzi L., Góralski G., Joachimiak A.J., Bedini G. Does actually mean chromosome number increase with latitude in vascular plants? An answer from the comparison of Italian, Slovak and Polish floras // Comp. Cytogen. – 2012. – 6, № 4. – P. 371-377.
- 67.Saylor L.C. Chromosome behaviour and morphology in species and interspecific hybrids of Pinus: Ph. D. Thesis. – North Carolina State College, 1962.
- 68.Saylor L.C., Smith B.W. Meiotic irregularity in species and interspecific hybrids of Pinus // Amer. J. Bot. 1966. Vol. 53. № 5.
- 69.Sax K., Sax H.J. Chromosome number and morphology in the conifer // Ibid. – 1933. – Vol. 14, N 4. – P. 356-374.
- 70.Sedelnikova T.S. Variability of genome size in conifers under extreme environmental conditions // Biol. Bull. Rev. – 2016. – 6, № 2. – P. 177–188.
- 71.Sedelnikova T.S., Muratova E.N., Pimenov A.V. Variability of chromosome numbers in gymnosperms // Biol. Bull. Rev. – 2011. – 1, № 2. – P. 100–109.
- 72.Schlarbaum S.E., Tsuchiya T. The chromosome study of Giant sequoia *Sequoiadendron giganteum* // Silvae Genet. – 1975a. – Bd 24, Hf. 1. – S. 23-26.
- 73.Stebbins G.L. Chromosome evolution in higher plants. 1971. London, Edward Arnold. 216 p.
- 74.Tashev A.N., Sedel'nikova T.S., Pimenov A.V. Supernumerary (B) chromosomes in populations of *Picea abies* (L.) H. Karst. from Western Rhodopes (Bulgaria) // Cytol. and Genet. – 2014. – 78, № 3. – P.160-165.